热带北缘鹅凰嶂季雨林四种群落特征及成熟度分析

刘悦[1]， 于耀泓[1]， 吴妙兰[1]， 王艺颖[1]， 陶玉柱[3]， 林子湛[4]， 周庆[1,2]， 莫其锋[1,2,*]
（1. 华南农业大学 林学与风景园林学院，广州 510642；2. CFERN 广东鹅凰嶂野外科学观测研究站，广东 阳江 529631；3. 广东省林业科学研究院，广州 510520；
4. 广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区管理处，广东 阳江 529631）

摘要：分析我国热带北缘季雨林的不同演替阶段群落特征，为解析其群落构建机制和森林结构优化等提供科学依据。该文对广东阳春鹅凰嶂典型季雨林中 4 种不同植物群落 ABCD 展开调查，对其群落的物种组成、多样性和空间结构等进行分析，判断其成熟度差异，预测演替方向，并提出优化建议。结果表明：（1）目前 4 种群落林层单一，小径级木与下层木占主体地位，具有 1~3 种明显的优势树种。（2）Shannon-Wiener 指数为 2.72~3.74，Simpson 指数为 0.90~0.97，均匀度指数为 0.74~0.89，各群落多样性特征差异显著。（3）4 种群落乔木胸径大小比数为 0.49~0.51，角尺度为 0.56~0.61，混交度为 0.54~0.83，林分空间结构指数为 60.57~71.44，林分空间结构距离为 53.15~68.53。（4）综合群落基本特征、多样性和空间结构特征分析得出，各群落的成熟度排名为 D＞A＞C＞B。该研究结果表明，4 种群落都处于演替前期或中期，乔木个体胸径和树高发展空间较大；群落整体处于中庸的生长状态，个体均呈轻微聚集分布，树种表现为中度、强度或极强度混交，空间结构与理想林分存在一定距离。随着成熟度增加，4 种群落都继续以阳性树种作为主要优势树种进行演替，并初步具备该区域地带性顶极群落的典型植被特征。随着成熟度增加，季雨林群落物种多样性提高，并向混交度增加、空间结构优化、稳定性增强的趋势演替。未来应对该区域加强监管与保护，同时应对该地区植被生态学和生物多样性保护展开广泛监测与深入研究。

关键词：高降雨量，演替，重要值，群落结构，物种多样性，空间结构
中图分类号：Q948.15 **文献标识码：**A 文章编号：

Characteristics and maturity level analysis of four communities in E' huangzhang tropical monsoon forests of northern edge

LIU Yue[1], YU Yaohong[1], WU Miaolan[1], WANG Yiying[1], TAO Yuzhu[3], LIN Zizhan[4], ZHOU Qing[1,2], MO Qifeng[1,2*]
（1. *College of Forestry and Landscape Architecture of South China Agricultural University*, Guangzhou 510642, China; 2. *CFERN Guangdong E' huangzhang National Field Observation and Research Station*, Yangjiang 529631, Guangdong, China; 3, *Guangdong Academy of Forestry*, Guangzhou 510520, China; 4, *Guangdong Yangchun E' huangzhang Provincial Nature Reserve Management Office*, Yangjiang 529631, Guangdong, China)

Abstract: Analyzing the community characteristics of tropical monsoon forests with different succession is aiming to provide scientific basis for assessing their community assembly mechanisms and forest structure optimization. In this study, we investigated four different plant communities named A, B, C, and D, respectively, in a typical monsoon forest of E' huangzhang in Yangchun, Guangdong Province, in attempt to analyze their species composition, biodiversity and spatial structure, determine their maturity levels' differences, predict succession directions, and make suggestions for optimization. The result were as follows: (1) The forest layers of the four communities were single. Small diameter at breast height (DBH) class trees and lower-layer trees

---

基金项目：广东林业生态监测网络平台建设项目（2020-KYXM-09，2021CG530，2022CG647）[Supported by the Innovation Foundation for Platform Construction of Guangdong Forestry (2020-KYXM-09，2021CG530，2022CG647)]

作者简介：刘悦（1999-），硕士，主要研究方向为森林生态学，（E-mail）243362019@qq.com。

***通信作者：**莫其锋，博士，副教授，硕士生导师，研究方向为森林生态学，（E-mail）moqifeng@scau.edu.cn。

dominated these communities, owning 1~3 obvious dominant species. (2) Their Shannon-Wiener index ranged from 2.72 to 3.74, the Simpson index from 0.90 to 0.97, and the Pielou evenness index from 0.74 to 0.89, suggesting that their diversity characteristics were significant differences. (3) Their dominance ranged from 0.49 to 0.51, uniform angle from 0.56 to 0.61, mingling from 0.54 to 0.83, stand spatial structure index from 60.57 to 71.44, spatial structure distance from 53.15 to 68.53. (4) The analysis of community characteristics, diversity characteristics and spatial structural characteristics indicating that the maturity levels in all community ranked D > A > C > B. The study reveals that all four communities are currently in the pre- or mid-term succession stages and the development space of DBH and tree height is large. The four communities were in the moderate growth state. All trees showed a slight aggregated distribution, and the tree species were moderately, strongly or very strongly mingling. Besides, there was a distance in spatial structure between the four communities and ideal stand With the development of maturity levels, the four communities will continue to succession with intolerant tree species as the main dominant tree species, and gradually and preliminarily have the typical vegetation characteristics of the district forest climax community. With the development of maturity levels, the four communities' biodiversity and mingling will increase, the spatial structure will be optimized and the stability will be enhanced. In the future, E' huangzhang tropical monsoon forests should be more regulated and protected , while the ecology of vegetation and biodiversity conservation in the area should be widely monitored and studied in depth.

Key words: high rainfall, succession, importance value, community structre, biodiversity, spatial structure

植物群落是环境长期变化下不同植物相互作用和适应的生态复合体（Jernvall & Fortelius, 2004）。群落结构决定其功能与稳定性，群落的物种组成、径级结构和多样性指数等组成非空间结构，反映群落结构变化，是研究植被生态学的基础（刘静等，2016）。对植物群落特征的深入分析和研究，可以用来评价群落的发展现状及预测其演替进程。目前，关于我国热带季雨林的群落特征已有部分研究结果报道。例如，杜家贤等（2020）指出海南锥+黄牛木群落正处于演替初期阶段，且在无人为破坏的情况下将演替为地带性山地雨林；谭一波等（2015）研究发现红锥天然林处于稳定增长阶段，正向地带性顶极群落演替，进程接近于西双版纳热带山地雨林。

目前，对于群落演替进程的划分，相关研究常用非空间结构与叶级谱和生活型（易慧琳等，2017）等参数结合分析，然而在演替过程中空间结构也起到了重要作用。森林空间结构是指林木的分布格局及其属性在空间上的排列方式，与非空间结构共同构成林分结构（惠刚盈，2013），依靠角尺度、混交度、大小比数和密集度等指标，量化地反映着林木的空间生态位、竞争势以及群落内各物种的空间关系。空间结构不仅很大程度上决定了森林生态系统的功能与稳定（惠刚盈和 Gadow，2003），还能够揭示森林生态系统演替规律（邵芳丽等，2011），为森林结构优化及可持续经营提供科学依据（惠刚盈和 Gadow，2003）。例如，张亚昊等（2021）指出马尾松人工林群落内的物种隔离程度（即混交度）随着演替的进行而增大；袁星明等（2022）结合空间结构综合指数得出湿地松-樟树混交林林林分经过 42 年的自然更新后，群落整体向混交度增大、稳定性增强的趋势发展。因此，通过非空间结构（群落基本特征和多样性特征等）与空间结构（角尺度、大小比数、混交度等）能够对不同林分的演替进程进行划分。

热带季雨林是在具有明显干、湿季变化的热带季风气候下发育而成的一种热带落叶森林植被，是介于热带雨林与热带稀树草原之间的一个过渡类型（朱华等，2015）。已有研究表明，降水对植物群落有重要影响（Jaramillo et al., 2010；王童犇等，2021），能够增加植物多样性（Zelnik & Carni, 2013）和提高物种多样性指数（吕安琪等，2021），进而影响森林的空间结构（张亚昊等，2021；向钦等，2022）。各地独特的气候、地形等因素的影响，导致我国热带季雨林群落结构呈现多样化的特征。然而，该类研究通常将季雨林视作一个整体

进行分析，且忽略了群落发展具有连续性的特点（张建宇，2018），导致针对同一演替阶段不同时间尺度（即成熟度）的群落构建差异却鲜有研究（练琚愉等，2015）。相较于整个漫长的森林群落演替阶段，研究群落在同一演替阶段发育进程中结构随时间的演变规律，对进一步揭示森林群落构建机制和生物多样性维持具有重要意义（练琚愉等，2015）。

广东阳春鹅凰嶂是我国季风热带与南亚热带的分水岭，处于广东“第一降雨中心”，年均降雨量 3 428.9 mm，最高达到 5 521 mm。鹅凰嶂的地质演化历史古老，独特的古气候条件，尤其是其独特的地理位置和复杂的自然条件孕育了该区丰富多样的生态环境和生物资源（王发国等，2003）。目前，该地研究方向集中于野生植物资源（王发国等，2004）、植物区系（王发国等，2003）、珍稀植物（罗晓莹等，2008；潘发光等，2021），虽然对保护区整体的群落结构有初步研究（王登峰等，2004），但不同成熟度群落结构特征的对比及群落演替方向的预测等研究鲜有报道。鉴于此，本研究在鹅凰嶂典型季雨林中根据植被分布的差异，设置 4 块 30 m × 40 m 典型样地，探究不同群落的物种多样性、胸径和树高分布、空间结构等指标，研究以下问题：（1）热带季雨林不同成熟度植物群落在非空间结构和空间结构上存在哪些异同？（2）群落成熟度的划分后如何理解和预测短期的演替进程？本研究结果以期为解析高降雨量背景下不同成熟度的热带季雨林群落构建机制、森林结构优化和植被恢复等提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地设在广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区（111°21′29″—111°36’03″ E、21°50′36″—21°58′40″ N）内。保护区地处广东省阳江市阳春西南部，西部与电白区接壤，南部和阳西县相连，是广东西南部沿海地区面积最大、唯一的热带北缘气候类型的保护区，总面积 14 751 hm^2。该区属于中山地貌，最高峰鹅凰嶂海拔 1 337.6 m。区内大部分成土母质由花岗岩组成，土壤主要为红壤、赤红壤和山地黄壤，土壤 pH 值 4~6，有机质含量为 39.19 $g \cdot kg^{-1}$，全氮为 0.95 $g \cdot kg^{-1}$，全磷为 0.12 $g \cdot kg^{-1}$，速效磷为 2.62 $mg \cdot kg^{-1}$，全钾为 9.04 $g \cdot kg^{-1}$。年均温度 22.1 ℃，年均降雨量 3 428.9 mm，最高记录 5 521 mm（仙家垌水库气象站记录），降雨期长，降雨量大，被认为是“广东第一降雨中心”。该区曾长期受人类生产活动干扰，已不存在原生性森林群落，现存植被类型由各种不同演替阶段的次生林群落，包括次生山地雨林和常绿季雨林等，以壳斗科（Fagaceae）、樟科（Lauraceae）、桃金娘科（Myrtaceae）、山茶科（Theaceae）为主要优势科（王登峰等，2004），代表植物有大头茶（*Polyspora axillaris*）、海南杨桐（*Adinandra hainanensis*）、大果五加（*Diplopanax stachyanthus*）、琼桂润楠（*Machilus foonchewii*）等。

1.2 样地设置与调查方法

根据群落外观及植被的组成，于广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区中设置 4 块 30 m × 40 m 热带季雨林长期固定监测样地，代表 4 种不同的典型常绿季雨林群落，各群落年龄皆为 30~40 年生，优势树种主要是革叶铁榄、琼桂润楠、鹅掌柴（*Schefflera heptaphylla*）、鼎湖血桐（*Macaranga sampsonii*）等阳性树种，样地命名与坐标分别为 A（111°31′25″ E、 21°55′11″ N、海拔 100 m）、B（111°33′51″ E、21°54′55″ N、海拔 150 m）、C（111°32′8″ E、 21°55′4″ N、海拔 120 m）、D（111°29′12″ E、 21°53′44″ N、海拔 350 m）。每个样方的 4 个顶角均用 PVC 管或水泥桩固定标记。经测算，四种群落种-面积曲线末端斜率较小，说明样地大小基本满足最小取样面积（图 1）。

对每块 30 m × 40 m 的样地进一步划分为 10 m × 10 m 的小样地开展调查，使用胸径尺、高枝剪、铁钉、标签、喷漆、记录表、记录笔等对所有胸径大于 1 cm 的植株进行定位调查并标记，记录物种名称、相对坐标位置、胸径、树高和冠幅、枝下高等，录入电脑后进行计算分析。

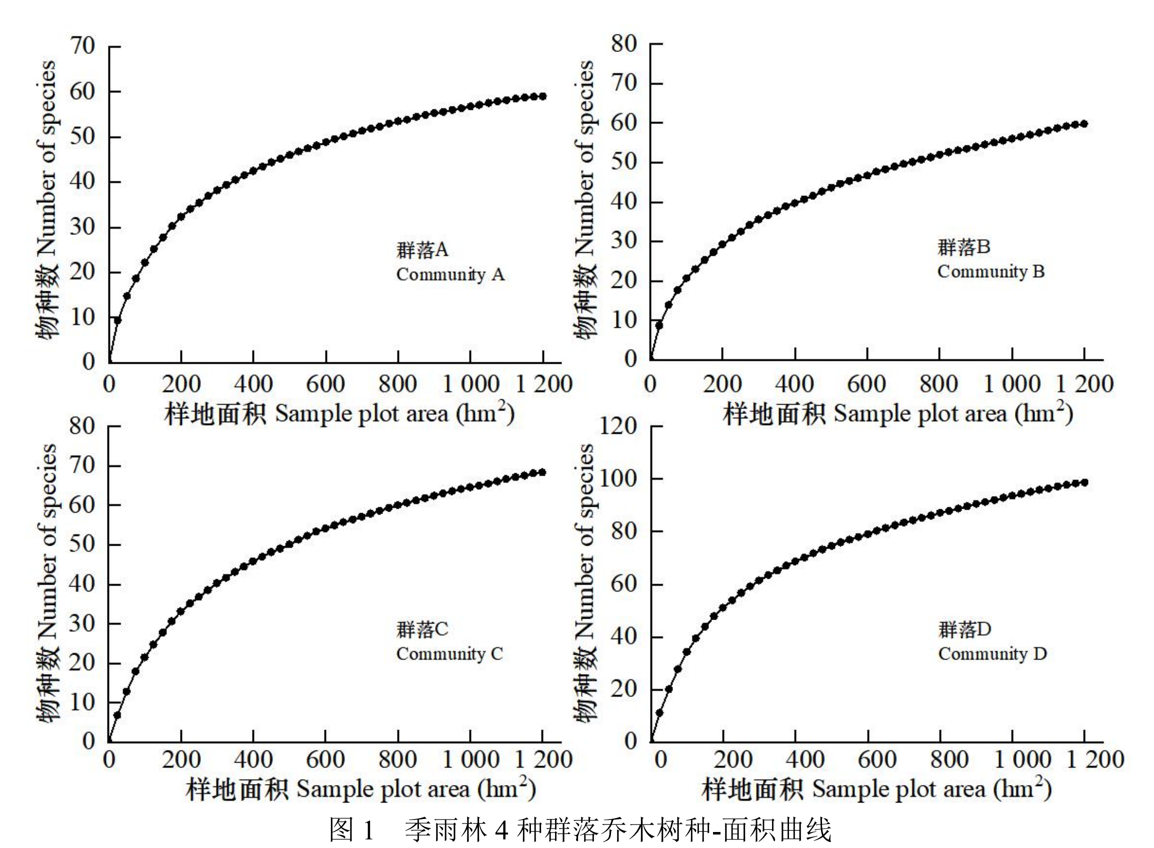


图 1　季雨林 4 种群落乔木树种-面积曲线

Fig.1　Tree's species-area curve of the four communities in monsoon forest

1.3 群落结构划分

对于径级结构，采用上限排外法，以 2 cm 为径阶距，对所有胸径大于等于 1 cm 的植株进行分级，同时结合实际情况，以五个径级为步长，将植株分为小径级木（2~10 cm 径级）、中径级木（12~20 cm 径级）、大径级木（≥22 cm 径级）。

对于树高结构，参考惠刚盈等（2007）的林层数理论，以 10、16 m 为分割点将树高结构分为三层，其中 h＜10 m 的林木属于下层木，10.0 m≤h＜16.0 m 的林木属于中层木，h ≥16.0 m 的林木属于上层木。上层木组成上层林，中层木组成中层林，下层木组成下层林。

1.4 群落特征值及α多样性指数测度

重要值（%）=相对多度+相对频度+相对显著度

Shannon-Wiener 指数：$H' = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i$

Pielou 均匀度指数：$E = H' / \ln S$

Simpson 指数：$P = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2$

式中，S 为样地中物种的总数；P_i 为物种 i 的个体数占总个体数的比例（方精云等，2009；Magurran, 1988）。

1.5 林分空间结构参数测度

采用惠刚盈和 Gadow（2003）以相邻木关系为基础的森林空间结构量化分析方法，即以参照树及其 4 株最近相邻木构成空间结构单元，选取大小比数 U_i、角尺度 W_i、混交度 M_i 三个参数对林分空间结构进行分析。为了消除林木边际效应以提高森林空间结构分析的准确性，样地四周各设置 5 m 缓冲带，分析林分空间结构时仅将核心区（25 m × 35 m）的林木作为参照树，处于缓冲区的林木仅作为相邻木处理。

（1）大小比数 U_i

大小比数 U_i 表征林木大小差异，指大于参照树的相邻木数占所考察的 4 株最近相邻木的比例。许文秀等（2018）研究得出以胸径和树高为指标计算的大小比数结果一致，而冠幅

为指标的大小比数计算结果存在一定差异，因此本研究将使用胸径作为指标计算大小比数U_i，计算公式为：

$$U_{\mathrm{i}}=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}k_{ij}$$

$$\overline{U}=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}U_{i}$$

其中：$k_{ij}=\begin{cases}0，如果相邻木j比参照树i小\\1，否则\end{cases}$；$n$ 为参照树的总株数。

U_{i} 的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00，分别代表参照树处于优势、亚优势、中庸、劣态、绝对劣势。$\overline{U}$ 能反映群落水平的优势木比例。

（2）角尺度 W_i

角尺度 W_i 可用于研究林木的分布格局，通过判断和统计由参照树 i 与其相邻木 j 构成的夹角α是否大于标准角α_0（本研究α_0取 72°），描述相邻木围绕参照树的均匀性，计算公式为：

$$W_{\mathrm{i}}=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}z_{ij}$$

$$\overline{W}=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}W_{i}$$

其中：$z_{ij}=\begin{cases}1，当第\ j\ 个\alpha角小于标准角\alpha_0\\0，否则\end{cases}$；$n$ 为参照树的总株数。

W_{i} 的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00，分别代表相邻木在参照树周围很均匀、均匀、随机、不均匀、很不均匀分布。$\overline{W}$ 能反映群落水平分布格局。

（3）混交度 M_i

混交度 M_i 可用于表达树种的混交程度或说明树种的空间隔离程度，指参照树 i 的 4 株最近相邻木中与参照树不属于同种的个体所占比例，计算公式为：

$$M_{\mathrm{i}}=\frac{1}{4}\sum_{j=1}^{4}v_{ij}$$

$$\overline{M}=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}M_{i}$$

其中：$v_{ij}=\begin{cases}1，当参照树\ i\ 与第\ j\ 株相邻木非同种时\\0，否则\end{cases}$；$n$ 为参照树的总株数。

M_{i} 的可能取值为 0、0.25、0.50、0.75、1.00，分别代表相邻木与参照树零度、弱度、中度、强度、极强混交。$\overline{M}$ 能反映群落水平的混交程度。

林分空间结构指数（FSSI）用于定量化的研究、分析和综合评价天然林林分空间结构的状态和变化动态（董灵波等，2013）。具体公式为：

$$\mathrm{FSSI}=\begin{cases}[M(100-U)\times 2W]^{1/3}，W\le 50\\ [M(100-U)\times 2（100-W）]^{1/3}，W>50\end{cases}$$

式中，0≤FSSI≤100，0≤M≤100，0≤U≤100，0≤W≤100；FSSI 越大，林分结构越理想，即 FSSI=100、M=100、U=0、W=50 时，林分结构处于最理想状态。

林分空间结构距离（FSSD）指现实林分的空间结构向理想结构点逼近或者远离的趋势可以通过不同林分条件下林分空间结构点到理想结构点的距离来定量化表达（董灵波等，2013）。具体公式为：

$$\mathrm{FSSD}=\sqrt{(M-100)^2+U^2+(W-50)^2}$$

式中，0≤FSSD≤150，0≤M≤100，0≤U≤100，0≤W≤100；FSSD 越小，林分结构越理想，即 M=100、U=0、W=50 时，FSSD 达到最小为 0，从现实林分到理想林分的距离最短。

1.6 成熟度划分

成熟度主要针对处于同一演替阶段的不同群落而言。径级结构和树高分布对群落结构的形成及演替具有重要作用（漆良华等，2009）。在自然更新良好、平均胸径和树高较小的前提下，中大径级和中上层林木的比例越大，表示该群落发育更好，径级结构和树高结构分化更明显，对光照、温度、土壤养分等资源的利用更加充分，能更快地进入下一演替阶段。在演替前中期，对于非空间结构，随演替进行，群落多样性指数增加（汪殿蓓，2003；韩泽民，2021；张亚昊等，2021）；对于空间结构，天然林经过漫长的自然更新和演替，趋向于形成异龄、极强度混交、随机分布的结构更优、稳定性更强的群落（张家城等，1999；马洪婧等，2013；王志鸣等，2019；袁星明等，2022），此时林分空间结构指数（FSSI）将逐渐增大而林分空间结构距离（FSSD）逐渐减小，现实林分结构逐渐优化，与理想林分距离逐渐缩小。因此本研究结合林分空间结构和非空间结构分析结果，根据其在正向演替中的普遍变化规律，为处于同一演替阶段四种群落的成熟度进行排序。即中大径级和中上层林木的比例越大、多样性指数越高、FSSI 越大、FSSD 越小，表明该群落成熟度越高。

1.7 数据处理

采用 SPSS 22.0 对胸径、树高、α多样性数据进行单因素方差分析和 LSD 多重比较法差异性分析，如数据不符合正态分布且方差不齐性，则使用非参数检验中的 Kruskal-Wallis 单因素 ANOVA 及多重比较；采用 R 4.1.2 的 vegan 包（Dixon，2003）计算群落的种-面积曲线和α多样性指数，forestSAS 包（柴宗政，2016）计算林分空间结构参数；采用 OriginPro 2021 制作柱状图。

2 结果与分析

2.1 季雨林不同群落植被的基本特征及群落结构分析

本研究中，B 群落的植株密度为 11 558 株·hm^{-2}，显著高于其它 3 个群落，但 B 群落乔木平均胸径显著低于 A、C、D 群落，且小径级个体比例在 4 种群落中数量最多（表 1），说明 B 群落自然演替阶段较其他 3 个群落更早。相反，虽然 D 群落株数密度偏高，但中、大径级株数占比明显高于其他 3 个群落，说明 D 群落较为成熟，已分化出少部分处于更加优势地位的林木。

表 1　季雨林 4 种群落乔木株数密度、平均胸径及径级株数占比

Table 1　The stem density, average DBH and percent of each diameter class of the four communities in monsoon forest

群落 Community	A	B	C	D
总株数 No. of stems（stems）	767	1 387	780	857
平均胸径 Average DBH（cm）	4.66±0.15a	3.68±0.09b	4.48±0.13a	5.50±0.21a
株数密度 Density（stems·hm^{-2}）	6 392	11 558	6 500	7 142
2~10 cm 径级株数占比 Percent of 2-10 cm diameter class（%）	90.48	95.10	93.85	83.90
12~20 cm 径级株数占比 Percent of 12-20 cm diameter class（%）	8.87	4.47	5.38	12.60
22~34 cm 径级株数占比 Percent of 22-34 cm diameter class（%）	0.65	0.43	0.77	3.50

注：同一行中不同小写字母代表不同群落之间差异显著。

Note: Different lowercase letters indicate the significant difference among plots in the same row.

本研究中，各群落个体数最多的径阶都出现在 2 cm 径阶，且 B 群落 2 cm 径级的株数远高于其他 3 种群落，且只有 D 群落有部分个体胸径超过 30 cm，4 种群落的径级结构都呈明显的倒“J”型分布，说明 4 种群落幼树储备充足，天然更新良好，但大径级林木极少，各群落整体仍处于稳定增长阶段（图 2）。

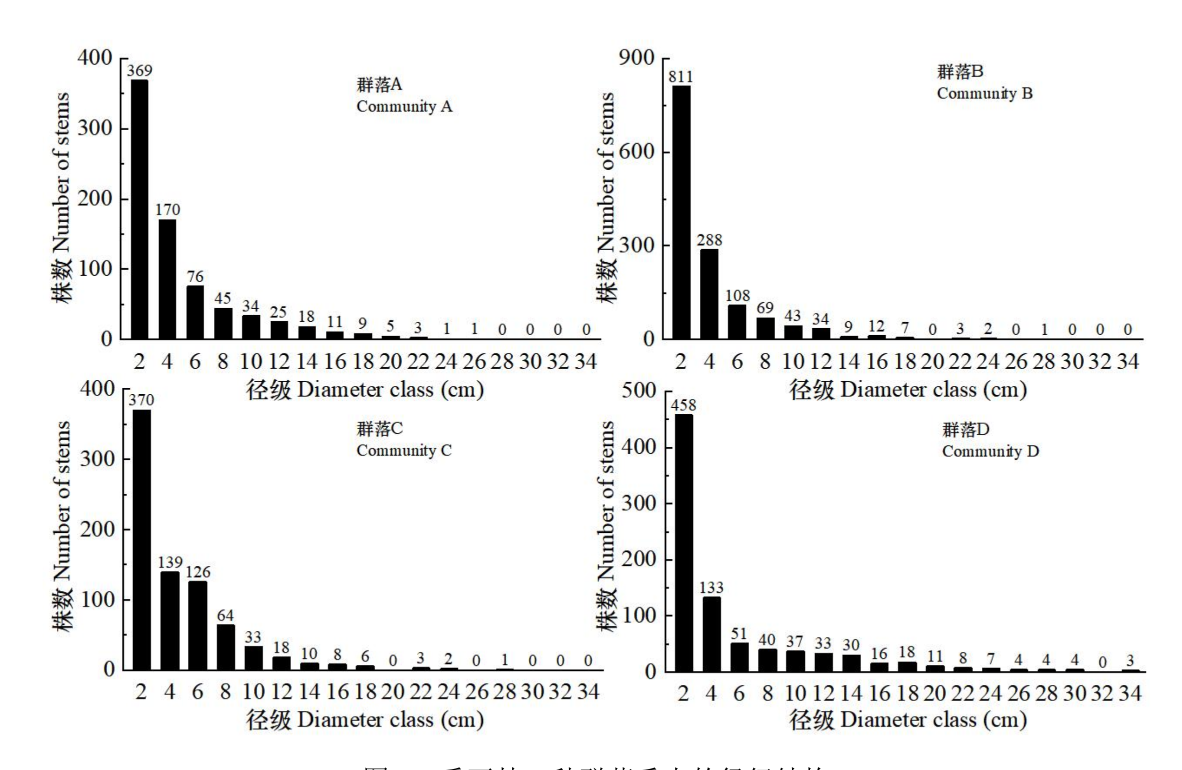


图 2　季雨林 4 种群落乔木的径级结构

Fig.2　Tree DBH distribution of the four communities in monsoon forest

本研究中，D 群落个体平均树高与 A 群落无显著差异，但显著高于 B 和 C 群落，C 群落个体平均高度显著高于 B 群落。4 种群落的个体高度大部分处于下层林水平，而 D 群落有更多个体高度处于中上层林水平，然后依次是 A、C、B 群落（表 2），说明 D 群落处于更高的演替阶段。

表 2　季雨林 4 种群落乔木树高分布特点

Table 2　Stem height distribution of different communities in monsoon forest

群落 Community	林层 Layer									平均高 Average height（m）
	下层林 Lower			中层林 Middle			上层林 Upper			
	平均高 Average height（m）	株数 No. of stems（stems）	比例 percentage（%）	平均高 Average height（m）	株数 No. of stems（stems）	比例 percentage（%）	平均高 Average height（m）	株数 No. of stems（stems）	比例 percentage（%）	
A	4.84	672	87.61	11.48	93	12.13	16.00	2	0.26	5.675a
B	4.47	1 288	92.86	11.03	99	7.14	0.00	0	0.00	4.934c
C	4.78	745	95.51	11.07	35	4.49	0.00	0	0.00	5.063b
D	4.85	713	83.20	11.75	129	15.05	17.63	15	1.75	6.113a

注：同一列中不同小写字母代表不同群落之间差异显著。

Notes: Different lowercase letters indicate the significant difference among plots in the same column.

2.2 季雨林不同群落的物种组成及重要值

本研究中，A群落的乔木共有57种，隶属于32科49属，优势科为大戟科（Euphorbiaceae）、山榄科（Sapotaceae）、樟科、五加科（Araliaceae）、山茶科等；B群落的乔木共有59种，隶属于35科53属，优势科为山榄科、山茶科、鼠刺科（Iteaceae）、五加科、樟科等；C群落的乔木共有69种，隶属于36科57属，优势科为大戟科、樟科、五加科、藤黄科（Guttiferae）、山茶科等；D群落的乔木共有99种，隶属于38科68属，优势科为壳斗科、樟科、山茶科、山榄科、桃金娘科等（表3）。

表3 季雨林不同群落科属种数量特征

Table 3 Number of family, genus and species of different communities in monsoon forest

数量 Number	群落 Community			
	A	B	C	D
科数 Number of family	32	35	36	38
属数 Number of genus	49	53	57	68
种数 Number of species	57	59	69	99

本研究4种群落的重要值排名前十的优势树种如表4。各优势树种相对频度差异并不明显，优势树种的分布特点主要可以分为以下三种：I. 胸径较大而数量较少，II. 胸径较小而数量较多，III. 胸径不小且数量不少。具体如下：A群落中，前4种优势树种的重要值变化较大，后6种优势树种的重要值较接近。分布特点上，革叶铁榄和鹅掌柴为I型，尖连蕊茶为II型。B群落中，除了琼桂润楠和小盘木的重要值较接近，其他优势树种重要值变化较大。分布特点上，革叶铁榄、鼠刺、鹅掌柴、黄杞为I型，尖连蕊茶依然为II型。C群落中，鹅掌柴优势最明显，处于第一档，小盘木、琼桂润楠、岭南山竹子、鼎湖血桐优势相当且处在第二档，其他优势相当且处在第三档。鹅掌柴为I型，小盘木为II型。剩下7种优势树种为III型。D群落中，黄杞、烟斗柯、粉绿柯优势最大，处在第一档；其他七种优势树种重要值变化较平缓，处在第二档。分布特点上，黄杞为I型，红枝蒲桃、革叶铁榄和绢毛杜英都为II型。

表4 季雨林不同群落优势种的重要值

Table 4 Importance value of dominant species of different communities in monsoon forest

群落 Commun-itiy	种名 Species	相对频度 Relative frequency	相对显著度 Relative prominence	相对多度 Relative abundance	重要值 Importance value
A	革叶铁榄 *Sinosideroxylon wightianum*	7.04	21.06	5.11	33.21
A	鹅掌柴 *Heptapleurum heptaphyllum*	4.56	15.98	4.26	24.8
A	尖连蕊茶 *Camellia cuspidata*	13.69	3.36	5.11	22.16
A	粗毛野桐 *Hancea hookeriana*	8.74	3.2	4.26	16.19
A	小盘木 *Microdesmis caseariifolia*	5.74	1.58	4.26	11.57
A	显脉天料木 *Homalium phanerophlebium*	4.43	3.67	3.4	11.51
A	白颜树 *Gironniera subaequalis*	3.26	4.21	3.4	10.87
A	罗伞树 *Ardisia quinquegona*	5.35	1.1	4.26	10.7
A	鼎湖血桐 *Macaranga sampsonii*	3.52	3.37	2.98	9.87
A	黄椿木姜子 *Litsea variabilis*	2.74	2.71	4.26	9.71

B	革叶铁榄 *Sinosideroxylon wightianum*	9.52	25.04	5.31	39.87
B	鼠刺 *Itea chinensis*	10.24	19.42	4.87	34.53
B	尖连蕊茶 *Camellia cuspidata*	19.11	5.66	5.31	30.07
B	鹅掌柴 *Heptapleurum heptaphyllum*	9.59	12.45	5.31	27.35
B	琼桂润楠 *Machilus fooncheweii*	9.44	3.5	4.87	17.82
B	小盘木 *Microdesmis caseariifolia*	9.44	3.14	4.42	17.01
B	岭南山竹子 *Garcinia oblongifolia*	3.53	5.6	3.98	13.12
B	黄杞 *Engelhardia roxburghiana*	0.65	8.59	0.44	9.68
B	罗伞树 *Ardisia quinquegona*	3.75	0.95	3.1	7.79
B	竹节树 *Carallia brachiata*	1.37	0.59	4.87	6.83
C	鹅掌柴 *Heptapleurum heptaphyllum*	8.08	23.11	4.71	35.89
C	小盘木 *Microdesmis caseariifolia*	12.56	3.48	3.14	19.18
C	琼桂润楠 *Machilus fooncheweii*	9.62	3.8	4.71	18.12
C	岭南山竹子 *Garcinia oblongifolia*	6.03	7.7	4.31	18.04
C	鼎湖血桐 *Macaranga sampsonii*	7.56	6.64	2.35	16.56
C	绢毛杜英 *Elaeocarpus nitentifolius*	3.97	2.67	4.31	10.96
C	细齿叶柃 *Eurya nitida*	4.49	2.58	3.14	10.2
C	革叶铁榄 *Sinosideroxylon wightianum*	2.95	3.5	2.75	9.19
C	粗毛野桐 *Hancea hookeriana*	2.69	3.88	2.35	8.93
C	黄椿木姜子 *Litsea variabilis*	3.46	1.5	3.92	8.89
D	黄杞 *Engelhardia roxburghiana*	1.75	15.44	1.98	19.17
D	烟斗柯 *Lithocarpus corneus*	4.9	8.63	4.14	17.67
D	粉绿柯 *Lithocarpus glaucus*	4.67	10.44	2.34	17.45
D	红枝蒲桃 Syzygium rehderianum	6.18	1.24	4.5	11.93
D	木荷 *Schima superba*	2.1	6.28	1.98	10.37
D	紫荆木 *Madhuca pasquieri*	2.68	4.07	3.06	9.82
D	革叶铁榄 *Sinosideroxylon wightianum*	5.48	0.41	3.78	9.67
D	绢毛杜英 *Elaeocarpus nitentifolius*	3.73	0.59	4.14	8.47
D	白颜树 *Gironniera subaequalis*	2.22	3.96	1.8	7.98

D	鹅掌柴 *Heptapleurum heptaphyllum*	1.63	3.88	2.16	7.68

2.3 季雨林不同群落的α多样性比较

本研究中，不同群落的 Shannon-Wiener 指数表现为 D＞C＞A＞B，Simpson 指数表现为 D＞A＞C＞B，Pielou 均匀度指数表现为 D＞A＞C＞B，且 A 与 C 的 3 种指数都非常接近。可见，D 群落物种数最多且各物种个体数量最接近，数量分布最均匀；A 群落物种数最少，但数量分布均匀程度排第二；C 群落虽物种数排第二位，但数量分布均匀程度次于 A 群落；物种数较少且数量分布最不均匀的是 B 群落（表 5）。

表 5　季雨林不同群落α多样性特征

Table 5　α diversity of different communities in monsoon forest

群落 Community	物种丰富度 Species richiness	香农-维纳指数 Shannon-Wiener index	辛普森指数 Simpson index	均匀度指数 Pielou evenness index
A	57	3.14±0.21b	0.94±0.02a	0.87±0.03a
B	59	2.72±0.11c	0.90±0.02b	0.74±0.03c
C	69	3.21±0.03b	0.94±0.01a	0.84±0.03b
D	99	3.74±0.05a	0.97±0.00a	0.89±0.01a

注：同一列中不同小写字母代表不同群落之间差异显著。

Notes: Different lowercase letters indicate the significant difference among plots in the same column.

2.4 季雨林不同群落的空间结构特征比较

鹅凰嶂季雨林 4 种群落的林分平均胸径大小比数相近，说明 4 种群落中各参照树与相邻木胸径大小差异不明显，林分整体呈中庸的生长状态。4 种群落的林分平均角尺度都大于 0.5，说明群落内水平分布格局都出现轻微聚集的现象，且 D 群落聚集程度最低。4 种群落的林分平均混交度存在明显差异，D 群落表现为极强度混交，其他群落表现为中、强度混交，说明 D 群落树种隔离程度最高，同种聚集发生概率较低，整体混交程度最好。根据 FSSI 及 FSSD 结果表明，在向理想林分结构演替的进程上 D 群落最领先，然后依次是群落 A、C、B（表 6）。

表 6　季雨林不同群落空间结构特征

Table 6　Spatial structure of different communities in monsoon forest

群落 Comm-unity	林分平均胸径大小比数 Average dominance	林分平均角尺度 Average uniform angle	林分平均混交度 Average Mingling	林分空间结构指数 Forest spatial structure	林分空间结构距离 Forest spatial structure distance
A	0.49	0.58	0.63	64.65	61.94
B	0.50	0.59	0.54	60.57	68.53
C	0.51	0.61	0.64	62.89	63.12
D	0.50	0.56	0.83	71.44	53.15

2.5 季雨林不同群落的成熟度综合比较

根据演替规律，本研究中群落基本特征、多样性特征和空间结构特征排名基本都为 D＞A＞C＞B（表 7），因此可认为同一演替阶段下，D 群落成熟度最高，然后依次是 A、C、B。

表 7　季雨林不同群落成熟度指标排名

Table 7　Maturity levels indices' rank of different communities in monsoon forest

指标 Index	排名 Rank			
	1	2	3	4

平均胸径 Average DBH	D	A	C	B
中大径级林木比例 Percentage of trees in middle and large diameter class	D	A	C	B
平均树高 Average height	D	A	C	B
中上层林木比例 Percentage of trees in middle and upper layer	D	A	B	C
物种丰富度 Species richness	D	C	B	A
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	D	C	A	B
Simpson 指数 Simpson index	D	A	C	B
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index	D	A	C	B
平均混交度 Average mingling	D	C	A	B
林分空间结构距离 Forest spatial structure distance	D	A	C	B
林分空间结构指数 Forest spatial structure index	D	A	C	B

3 讨论

3.1 鹅凰嶂季雨林非空间结构特征随成熟度变化

研究同一演替阶段不同成熟度下的群落特征和林分结构，有助于充分了解群落的发展现状和预测演替方向。本研究中，4 种群落均处于演替的前期或中期，林层较为单一，下层木与小径级木占群落主体地位，中庸的林分平均大小比数说明 4 种群落的树高和胸径有较大发展空间（袁星明等，2022）；先锋树种如粗毛野桐和阳性树种如黄杞、鹅掌柴、显脉天料木、鼎湖血桐等在上层主导群落，下层耐荫或稍耐荫树种如 D 群落的红楠、红枝蒲桃等重要值较小，尚未发展壮大。尽管 D 群落成熟度最高，但还未到达中性或耐荫树种成为第一优势树种的顶极群落阶段（张家城等，1999）。因此，短期内 4 种群落都将继续以阳性树种为第一且主要优势树种这一前提进行演替。

与热带雨林不同，热带季雨林常有较明显的优势种（刘万德等，2009）。本研究中，在成熟度最低的 B 群落中，前 3 种树种重要值较接近，共同作为群落内的优势种，虽然尖连蕊茶的重要值排名第三，但其主要分布在林冠下层，相对频度较大而胸高断面积较小，对群落演替发展影响较有限（陈金磊等，2019），这与其在 A 群落中的地位相类似；随着成熟度提高，A 群落和 C 群落开始出现较明显的优势种，如革叶铁榄和鹅掌柴；而 D 群落中黄杞的重要值没有明显优势，从本研究的调查数据发现黄杞种群小径级个体比例较低，而大径级个体数则占主导地位，说明径级结构呈衰退趋势，随群落的演替黄杞将会被新的优势种替代（袁星明等，2022）。

热带季雨林多分布于岩石裸露度较高等生境条件较差的区域（刘万德等，2009）。研究表明，生境显著影响群落物种组成（吕安琪等，2021），同时群落中优势种对群落生境起着决定性作用。随着演替进行，群落的水热条件改善（卜文圣，2013），土壤质量提高且空间异质性下降，耐瘠薄、喜阳树种逐渐被喜肥、耐荫树种取代（陈金磊等，2019）。本研究中，在成熟度最低的 B 群落中，革叶铁榄、鼠刺、鹅掌柴、岭南山竹子等耐瘠薄、喜阳树种作为先锋树种定居群落、改善环境，岭南山竹子和黄杞等树种特性表明，B 群落初步显现出热带季雨林植被特征。A 群落中，常生于溪边湿润环境的白颜树、罗伞树、黄春木姜子等作为优势树种反映了溪流对该群落物种组成有较大影响，体现了 A 群落优势树种对水分富余环境的适应性（吕安琪等，2021）以及溪流带来的水分胁迫减少了不耐水湿树种的生存空间（Punchi-Manage et al.，2013）。随着成熟度的增加，D 群落中重要值最大的热带季雨林常见种黄杞主导群落，常绿阔叶林常见树种烟斗柯和粉绿柯、热带树种红枝蒲桃、喜肥树种紫荆木等重要值的增加反映了随成熟度增加，群落生境得到改善，群落物种组成更具季雨林或常绿阔叶林植被典型特征，说明生境进一步改变该群落的物种组成（吕安琪等，2021）。

研究发现，物种丰富度指数随演替进行而变化。例如，张亚昊等（2021）研究表明随着演替的进行，乔木层的物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指

数都逐渐增大。Howard & Lee（2003）和 Chazdon（2008）认为一些群落物种丰富度呈现单调下降或先增加，至在演替中期达到峰值后不变的规律。本研究的 4 种季雨林群落林龄约为 30~40 年，整体处于演替前中期阶段，群落内部为了占据更多的生态位以更充分利用现有资源，物种多样性正不断上升（韩泽民等，2021），即目前 4 种群落都处于物种多样性随演替进行而上升阶段，符合多样性随演替的变化特征。然而，A 群落生境存在小面积的溪流，且林窗较大，林内光照和水分充足，促进林内阳性树种幼苗更快向中径级生长（梁晓东和叶万辉，2001），因此 A 群落成熟度高于 C 群落。同时，溪流的存在一定程度上减少了林下幼苗的生存空间，降低了 A 群落物种丰富度及分布均匀程度。此外，许晴等（2011）研究得出，Shannon-Wiener 指数比 Simpson 指数对物种丰富度更敏感，而 Simpson 指数比 Shannon-Wiener 指数对物种均匀度敏感，因此 C 群落的 Shannon-Wiener 指数较 A 群落高而其他指数较 A 群落低归因于 C 群落较高的物种丰富度。

鹅凰嶂热带季雨林 4 种群落的多样性指数接近或高于大部分其他区域的雨林（李庆辉等，2007；苏红华等，2018；杜家贤等，2020）。研究表明，年降水量和温度稳定性是物种多样性的主要影响因子，不同生物地理区域的主要环境驱动因子不同，如我国西南部主要受地形和温度稳定性影响，我国东南部主要受降水影响（Zhang et al., 2016）。广东南岭低山丘陵常绿阔叶林凭借久远的地质年代、古老的植被起源以及稳定的气候，促使其多样性指数高达 5.0 以上（谢正生等，1998）；而鹅凰嶂热带季雨林具有优越的年降雨量，同时古老的地质结构和稳定的湿热气候为许多孑遗植物提供了良好的庇护条件（王发国等，2003），这可能是造成鹅凰嶂热带季雨林 4 种群落多样性指数较高的原因之一。

3.2 鹅凰嶂季雨林空间结构特征随成熟度变化

结合空间结构分析群落结构，有助于揭示森林生态系统演替规律，并能为森林结构优化提出建议。群落混交度指示空间结构单元内的树种隔离程度。本研究中随着成熟度增加，群落混交度逐渐增加，这与目前大多数研究结果相一致（周梦丽等，2016）。对此，毛沂新等（2019）认为在演替过程中，种内个体由于对生境适应和利用的趋同性导致了激烈的种内竞争，在资源有限的情况下，形成了优胜劣汰而自疏的现象，使得近距离内同种个体数目减少，在群落内趋向于分散分布。相较于热带雨林，热带季雨林岩石裸露程度较高，更易受水分供应异质性的影响（Lundholm & Larson，2003）。因此随着成熟度的提高，鹅凰嶂季雨林群落中旱季水分资源的有限可能加剧了种内竞争，促使不同水分利用策略的树种发育以缓解水分竞争（刘自强等，2016），从而提高了群落的混交度。一般认为，天然林中种源扩散和林内开放空间的形式决定了林木在演替初期会呈明显的聚集分布，在竞争随演替进行而更激烈时，自疏过程促使林分朝着随机分布格局发展（廖彩霞，2007）。本研究中 4 种季雨林群落角尺度相差较小，均呈轻微聚集分布，尚未发现明显规律，后续可针对优势树种角尺度的多元分布分析展开深入研究（袁星明等，2022）。鹅凰嶂热带季雨林林分空间结构指数随着成熟度的增加而增加，表明其稳定性也随之增强。在成熟度增加的过程中，随着林内环境逐渐改善，会有更适应环境的树种定居和发育，进而丰富了群落结构，提升稳定性（马洪婧等，2013），但与理想的空间结构仍存在一定差距，群落尚未达到最稳定状态（彭玉华等，2020）。

另外，本研究中 D 群落物种多样性指数、混交度、FSSD 和 FSSI 远高于 B 群落，角尺度等其他指标也高于 B 群落，说明不同成熟度之间群落物种多样性以及空间结构存在较大差异，且具有一定的可塑性（张亚昊等，2021；向钦等，2022）。已有研究表明，当中庸级别的林木个体比例远高于其他级别，劣势级别的林木越少时越接近理想林分（郑小贤，2014），针对顶极树种或主要伴生树种，可调节大小比数至不大于 0.25，使参照树在个体大小上不受挤压威胁，巩固其优势地位（惠刚盈，2013）。对于团状分布或均匀分布的林木，要尽量调整至随机分布状态（赵中华等，2013）。还可以适当引入、补植成熟度较高群落特有的优势树种和耐荫树种，提高物种多样性的同时达到促进正向演替的目的（陈金磊等，2019）。

综上，鹅凰嶂季雨林群落符合演替一般规律，有效地支撑了成熟度的划分结果。群落成熟度的划分对短期演替进程的理解和预测具有重要意义，然而本研究在成熟度的划分方法及样地的选择上存在局限性，下一步应根据各指标重要性引入权重等，同时更应充分考虑环境因子如海拔等带来的影响，并适当扩大样地面积，进一步突出群落的代表性及拓宽研究的空间尺度。

4 结论

综合群落基本特征、多样性特征和空间结构特征分析得出 4 种群落成熟度排名为 D＞A＞C＞B。鹅凰嶂季雨林群落符合演替一般规律，有效地支撑了成熟度的划分结果。目前 4 种群落都处于演替前中期，胸径和树高发展空间较大，群落整体处于中庸的生长状态，个体均呈轻微聚集分布，树种表现为中度、强度或极强度混交。随着成熟度增加，4 种群落都继续以阳性树种作为主要优势树种进行演替，并逐渐初步具备该区域地带性顶极群落的典型植被特征。随着成熟度增加，季雨林群落物种多样性提高，并以混交度增加、空间结构优化、稳定性增强的趋势演替。未来应对该区域加强监管与保护，同时应对该地区植被生态学和生物多样性保护展开广泛监测与深入研究。

参考文献：

BU WS, 2013. The relationships between biodiversity and ecosystem functioning in natural tropical forests of Hainan Island, China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 77. [卜文圣，2013. 海南岛热带天然林生物多样性与生态系统功能关系的研究[D]. 北京：中国林业科学研究院：77.]

CHAI ZZ, 2016. Quantitative evaluation and R programming of forest spatial structure based on the relationship of neighborhood trees [D]. Yangling: Northwest A＆F University: 92-101. [柴宗政，2016. 基于相邻木关系的森林空间结构量化评价及 R 语言编程实现[D]. 杨凌：西北农林科技大学：92-101.]

CHAZDON RL, 2008. Chance and determinism in tropical forest succession [M]//Carson WP, Schnitze SA. Tropical Forest Community Ecology. Oxford: Wiley-Blackwell: 384-408.

CHEN JL, FANG X, GU X, et al., 2019. Composition, structure, and floristic characteristics of two forest communities in the central-subtropical China [J]. Sci Silvae Sin, 55(2): 159-172. [陈金磊，方晰，辜翔，等，2019. 中亚热带 2 种森林群落组成、结构及区系特征[J]. 林业科学，55(2)：159-172.]

DIXON P, 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. J Veg Sci, 14(6): 927-930.

DONG LB, LIU ZG, MA Y, et al., 2013. A new composite index of stand spatial structure for natural forest [J]. J Beijing For Univ, 35(1): 16-22. [董灵波，刘兆刚，马妍，等，2013. 天然林林分空间结构综合指数的研究[J]. 北京林业大学学报，35(1)：16-22.]

DU JX, LIU C, YIN CM, et al., 2020. Characteristics of the *Castanopsis hainanensis* + *Oratoxylum cochinchinense* community in Mt. Mihouling Nature Reserve, Hainan, China [J]. Plant Sci J, 38(5): 609-617. [杜家贤，刘闯，殷崇敏，等，2020. 海南猕猴岭自然保护区海南锥+黄牛木群落特征研究[J]. 植物科学学报，38(5)：609-617.]

FANG JY, WANG XP, SHEN ZH, et al., 2009. Methods and protocols for plant community inventory [J]. Biodivers Sci, 17(6): 533-548. [方精云，王襄平，沈泽昊，等，2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性，17(6)：533-548.]

HAN ZM, LI Y, WANG X, et al., 2021. Effects of biodiversity on biomass of *Pinus massoniana* plantation under different succession degrees [J]. J Zhejiang A F Univ, 38(2): 246-252. [韩泽民，李源，王熊，等，2021. 不同演替程度下马尾松人工林生物多样性对生物量的影响[J]. 浙江农林大学学报，38(2)：246-252.]

HOWARD LF, LEE TD, 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests [J]. For Ecol Manage, 185(1): 5-20.

HUI GY, 2013. Studies on the application of stand spatial structure parameters based on the relationship of neighborhood trees [J]. J Beijing For Univ, 35(4): 1-9. [惠刚盈，2013. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究[J]. 北京林业大学学报，35(4)：1-9.]

HUI GY, GADOW KV, 2003. Quantitative analysis of forest spatial structure [M]. Beijing: China Science and Technology Press: 10-30. [惠刚盈，GADOW KV，2003. 森林空间结构量化分析方法[M]. 北京：中国科学技术出版社：1-33.]

HUI GY, HU YB, XU H, 2007. Structure-based forest management [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 140-160. [惠刚盈，胡艳波，徐海，2007. 结构化森林经营[M]. 北京：中国林业出版社：140-160.]

JARAMILLO C, OCHOA D, CONTRERAS L, et al., 2010. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation [J]. Science, 330(6006): 957-961.

JERNVALL J, FORTELIUS M, 2004. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: Site occupancy and taxon resilience [J]. Amer Nat, 164(5): 614-624.

LI QH, ZHU H, WANG H, et al., 2007. A community ecology study on deciduous monsoon forest of lower reaches of Luozha River in Yunxian county [J]. Acta Bot Yunnan, 29(6): 687-693. [李庆辉，朱华，王洪，等，2007. 云县罗扎河下游落叶季雨林的群落生态学研究[J]. 云南植物研究，29(6)：687-693.]

LIAN JY, CHEN C, HUANG ZL, et al., 2015. Community composition and stand age in a subtropical forest, southern China [J]. Biodivers Sci, 23(2): 174-182. [练琚愉，陈灿，黄忠良，等，2015. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征的比较[J]. 生物多样性，23(2)：174-182.]

LIANG XD, YE WH, 2001. Advances in study on forest gaps [J]. J Trop Subtrop Bot, 9(4): 355-364. [梁晓东，叶万辉，2001. 林窗研究进展（综述）[J]. 热带亚热带植物学报，9(4)：355-364.]

LIAO CX, 2007. The study of stand spatial structure for *Mongolian pine* plantation [D]. Haerbin: Northeast Forestry University: 7-10. [廖彩霞，2007. 樟子松人工林空间结构的研究[D]. 哈尔滨：东北林业大学：7-10.]

LIU J, MA KM, QU LY, 2016. Species composition and community structure of dominant mangrove forests in Zhanjiang Mangrove National Nature Reserve, Guangdong Province [J]. Eco Sci, 35(3): 1-7. [刘静，马克明，曲来叶，2016. 广东湛江红树林国家级自然保护区优势乔木群落的物种组成及结构特征[J]. 生态科学，35(3)：1-7.]

LIU WD,ZANG RG, DING Y, 2009. Community features of two types of typical tropical monsoon forests in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island [J]. Acta Ecol Sin, 29(7): 3465-3476. [刘万德，臧润国，丁易，2009. 海南岛霸王岭两种典型热带季雨林群落特征[J]. 生态学报，29(7)：3465-3476.]

LIU ZQ, YU XX, JIA GD, et al., 2016. Water use characteristics of *Platycladus orientalis* and *Quercus variabilis* in Beijing mountain area [J]. Sci Silvae Sin, 52(9): 22-30. [刘自强，余新晓，贾国栋，等，2016. 北京山区侧柏和栓皮栎的水分利用特征[J]. 林业科学，52(9)：22-30.]

Lundholm JT, Larson DW, 2003. Temporal variability in water supply controls seedling diversity in limestone pavement microcosms [J]. J Ecol, 91(6): 966-975.

LUO XY, MO LJ, TANG GD, et al., 2008. The community characteristics of China's endangered and endemic species *Camellia changii* [J]. J Fujian For Sci Technol, 35(4):63-68. [罗晓莹，莫罗坚，唐光大，等，2008. 中国特有濒危植物杜鹃红山茶群落特征初步研究[J]. 福建林业科技，35(4)：63-68.]

LV AQ, LI DH, YANG XB, et al., 2021. Plant community diversity and inter-specific relationship of coastal rain forest, semi-deciduous monsoon forest to deciduous monsoon forest in coastal hills of Sanya City, Hainan Province [J]. Guihaia, 41(3):384-395. [吕安琪，李东海，杨小波，

等，2021. 海南三亚滨海雨林、半落叶季雨林到落叶季雨林的植物群落多样性及种间联结研究[J]. 广西植物，41(3)：384-395.]
MA HJ, LI RX, YUAN FY, et al., 2013. Stability of *Platycladus orientalis* mixed forest communities at different successional stages [J]. Chin J Ecol, 32(3): 558-562. [马洪婧，李瑞霞，袁发银，等，2013. 不同演替阶段栎树混交林群落稳定性[J]. 生态学杂志，32(3)：558-562.]
MAGURRAN AE, 1988. Ecological diversity and its measurement [M]. New Jersey: Princeton University Press: 101-153.
MAO YX, ZHANG HD, WANG RZ, et al., 2019. Spatial structure characteristics of the main treespecies in a mixed broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in a mountainous area of eastern Liaoning Province, China [J]. Chin J Appl Ecol, 30(9): 2933-2940. [毛沂新，张慧东，王睿照，等，2019. 辽东山区原始阔叶红松林主要树种空间结构特征[J]. 应用生态学报，30(9)：2933-2940.]
PAN FG, LIN XP, GU HY, et al., 2021. Analysis on interspecific association of *Paphiopedilum purpuratum* community in Ehuangzhang Provincial Nature Reserve of Yangchun in Guangdong [J]. J Plant Resour Environ, 30(1): 52-60. [潘发光，林喜珀，顾惠怡，等，2021. 广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区紫纹兜兰群落种间联结性分析[J]. 植物资源与环境学报，30(1)：52-60.]
PENG YH, ZENG J, SHEN WH, et al., 2020. Analysis of species composition and spatial structure characteristics of evergreen broad-leaved forest in Jiuwan mountain [J]. J Centr S Univ For Technol, 40(12): 17-25. [彭玉华，曾健，申文辉，等，2020. 九万山常绿阔叶林物种组成及空间结构特征分析[J]. 中南林业科技大学学报，40(12)：17-25.]
Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, et al., 2013. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest [J]. J Ecol, 101(1): 149-160.
QI LH, ZHANG XD, ZHOU JX, et al., 2009. Community structures of *Machilus pingii* secondary forestry after vegetation restoration on erosion yellow soil slope region in the middle subtropics [J]. J Huazhong Agric Univ, 28(2): 226-232. [漆良华，张旭东，周金星，等，2009. 中亚热带侵蚀黄壤坡地润楠次生林的群落结构特征[J]. 华中农业大学学报，28(2)：226-232.]
SHAO FL, YU XX, SONG SM, et al., 2011. Spatial structural characteristics of natural *Populus davidiana-Betula platphylla* secondary forest [J]. Chin J Appl Ecol, 22(11): 2792-2798. [邵芳丽，余新晓，宋思铭，等，2011. 天然杨-桦次生林空间结构特征[J]. 应用生态学报，22(11)：2792-2798.]
SU HH, WANG H, CHEN ZJ, et al., 2018. The characteristics of species composition, structure and diversity of tropical semi-deciduous forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. For Environ Sci, 34(6): 21-27. [苏红华，王红，陈宗杰，等，2018. 海南尖峰岭热带半落叶季雨林物种组成、结构及其多样性特征[J]. 林业与环境科学，34(6)：21-27.]
TAN YB, SHEN WH, ZHENG W, et al., 2015. Species composition and community structure characteristics of *Castanopsis hystrix* natural forest in Rongxian county, Guangxi province [J]. J Centr S Univ For Technol, 35(5): 98-102. [谭一波，申文辉，郑威，等，2015. 广西容县红锥天然林物种组成与群落结构特征[J]. 中南林业科技大学学报，35(5)：98-102.]
WANG DF, YE HG, CAO HL, 2004. A preliminary study on the vegetation of E’Huang Zhang Nature Reserve in Yangchun city, Guangdong province [J]. For Environ Sci, 20(4): 27-31. [王登峰，叶华谷，曹洪麟，2004. 广东阳春鹅凰嶂自然保护区植被初步研究[J]. 林业与环境科学，20(4)：27-31.]
WANG DP, JI SY, CHEN FP, et al., 2003. A study on the species diversity and succession situation

of natural forest communities in Nanshan District, Shenzhen City [J]. Acta Ecol Sin, 23(7): 1415-1422. [汪殿蓓，暨淑仪，陈飞鹏，等，2003. 深圳南山区天然森林群落多样性及演替现状[J]. 生态学报，23(7)：1415-1422.]
WANG FG, YE HG, XING FW, et al., 2004. Resources of the wild vascular plants in E'huangzhang Natural Reserve [J]. Guihaia, 24(2): 102-106. [王发国，叶华谷，邢福武，等，2004. 鹅凰嶂自然保护区野生维管植物资源[J]. 广西植物，24(2)：102-106.]
WANG FG, YE HG, ZHAO NX, 2003. Studies on the spermatophytic flora of E'huangzhang Nature Reserve in Yangchun of Guangdong Province [J]. Guihaia, 23(6): 495-504. [王发国，叶华谷，赵南先，2003. 广东阳春鹅凰嶂自然保护区种子植物区系研究[J]. 广西植物，23(6)：495-504.]
WANG TB, ZHU Q, HOU XW, et al., 2021. Community characteristics of *Juniperus przewalskii* along annual precipitation gradients [J]. Arid Zone Res, 38(6): 1695-1703. [王童犇，朱芩，侯晓巍，等，2021. 祁连圆柏群落特征沿年降水量梯度的变化格局[J]. 干旱区研究，38(6)：1695-1703.]
WANG ZM, GUO QJ, AI XR, et al., 2019. Structure characteristics of *Pinus massoniana* natural secondary forest at different altitude of Enshi [J]. J SW For Univ, 39(1): 114-122. [王志鸣，郭秋菊，艾训儒，等，2019. 恩施州不同海拔马尾松天然次生林林分结构特征研究[J]. 西南林业大学学报，39(1)：114-122.]
XIANG Q, GUO QJ, AI XR, et al., 2022. Variations on stand spatial structure and species diversity in different spatial scales [J]. For Res, 35(3): 151-160. [向钦，郭秋菊，艾训儒，等，2022. 林分空间结构与物种多样性随空间尺度变化的规律研究[J]. 林业科学研究，35(3)：151-160.]
XIE ZS, GU YK, CHEN BG, et al., 1998. Species diversity of the natural forest communities in Nanling National Nature Reserve, Guangdong [J]. J S Chin Agric Univ, 19(3): 61-66. [谢正生，古炎坤，陈北光，等，1998. 南岭国家级自然保护区森林群落物种多样性分析[J]. 华南农业大学学报，19(3)：61-66.]
XU Q, ZHANG F, XU ZQ, et al., 2011. Some characteristics of Simpson index and the Shannon-Wiener index and their dilution effect [J]. Pratac Sci, 28(4): 527-531. [许晴，张放，许中旗，等，2011. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及"稀释效应" [J]. 草业科学，28(4)：527-531.]
XU WX, WU JZ, LIN WS, et al., 2018. Study on the stand spatial structure of Korean pine and broad-leaved mixed forests at different age groups and interactive mechanism among the influencing factors [J]. J Centr S Univ For Technol, 38(10): 106-111. [许文秀，吴金卓，林文树，等，2018. 不同演替阶段红松阔叶混交林空间结构研究[J]. 中南林业科技大学学报，38(10)：106-111.]
YI HL, GUO YT, LIU L, et al., 2017. A comparative study on the community main morphological characteristics of three lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forests [J]. Ecol Sci, 36(6): 137-146. [易慧琳，郭颖涛，刘玲，等，2017. 3 个南亚热带季风常绿阔叶林群落主要性状特征比较[J]. 生态科学，36(6)：137-146.]
YUAN XM, ZHU NH,.ZHOU GY, et al., 2022. Spatial structure of the 42-year-old *Pinus elliottii* - *Cinnamomum camphora* mixed plantation in the karst area of western Hunan [J]. J Cent S Univ For Technol, 42(4): 49-58. [袁星明，朱宁华，周光益，等，2022. 湘西喀斯特地区 42 年生湿地松-樟树人工混交林空间结构研究[J]. 中南林业科技大学学报，42(4)：49-58.]
ZELNIK I, CARNI A, 2013. Plant species diversity and composition of wet grasslands in relation

to environmental factors [J]. Biodiv Conserv, 22(10): 2179-2192.

ZHANG JC, CHEN L,GUO QS, et al., 1999. Research on the change trend of dominant tree population distribution patterns during development process of climax forest communities [J]. Chin J Plant Ecol, 23(3): 256-268. [张家城，陈力，郭泉水，等，1999. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究[J]. 植物生态学报，23(3)：256-268.]

ZHANG JY, 2018. Characteristics of plant diversity and community structure in Daxing’anling Forests and association analysis [D]. Changchun: Northeast Forestry University: 98. [张建宇，2018. 大兴安岭森林植物多样性、群落结构特征及耦合关系分析[D]. 长春：东北林业大学：98.]

ZHANG MG, SLIK JW, MA KP, 2016. Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China [J]. Sci Rep, 6: 22400.

ZHANG YH, DIAN YY, HUANG GT, et al., 2021. Effects of spatial structure on species diversity in *Pinus massoniana* plantation of different succession stages [J]. Chin J Ecol, 40(8): 2357-2365. [张亚昊，佃袁勇，黄光体，等，2021. 不同演替阶段马尾松林林分空间结构对物种多样性的影响[J]. 生态学杂志，40(8)：2357-2365.]

ZHAO ZH, HUI GY, HU YB, et al., 2013. Application of structure-based forest management in broadleaved Korean pine mixed forest [J]. For Res, 26(4): 467-472. [赵中华，惠刚盈，胡艳波，等，2013. 结构化森林经营方法在阔叶红松林中的应用[J]. 林业科学研究，26(4)：467-472.]

ZHENG XX, 2014. The forest research in Changbai mountain of China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 78-119. [郑小贤，2014. 长白山森林研究 [M]. 北京：中国林业出版社：78-119.]

ZHOU ML, ZHANG Q, KANG XG, et al., 2016. Study on the stability of forest communities based on the spatial structure index [J]. Plant Sci J, 34(5): 724-733. [周梦丽，张青，亢新刚，等，2016. 基于空间结构指数的不同森林群落稳定性研究[J]. 植物科学学报，34(5)：724-733.]

ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna [J]. Plant Sci J, 33(5): 641-726. [朱华，王洪，李保贵，等，2015. 西双版纳森林植被研究[J]. 植物科学学报，33(5)：641-726.]